(90—100%) ориентация на водоем нарушается (из 200 подопытных особей ни одна на проявила ориентационных способностей).

2. При заносах жерлянок на склоны, в весенний период, при любой влажности наблюдается только движение вниз по склону, независимо от местонахождения водоема (опыты проведены на 50 экз.).

3. При сравнительно низкой относительной влажности воздуха (54—76%) у желтобрюхой жерлянки четко проявляется ориентация к материнскому водоему. Правильное компасное или близкое к нему направление движения сразу после выпуска наблюдалось у 80,8% подопытных особей, но только 68,6% возвратилось в водоем. К ближайшему водоему ориентируются до 9,6%, не проявляют ориентации 9,4%, а 12,2%, избрав вначале верное направление, затем уклоняются в другие стороны (опыты проведены на 1106 экз.).

4. В повторных выпусках сокращается время возврата к материнскому водоему, но часть повторно выпущенных жерлянок (10—13%) не выбирает направления к материнскому водоему (повторно выпущено 300, в третий раз — 120 экз.).

5. При заносах на расстояние 2 км обнаружено, что жерлянки ориентируются к воде, взятой из материнского водоема, на расстоянии 70 м при относительной влажности 54—76%.

6. При временном исключении обонятельного рецептора ориентация к водоему у жерлянок не наблюдается.

ЛИТЕРАТУРА

Бабенко Л. А., Пащенко Ю. И. Ориентация на водоем у прудовой и озерной лягушки.— В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1973.

Бабенко Л. А., Пащенко Ю. И. Роль органов чувств при ориентации по хомингу у постоянноводных амфибий.— Вестн. зоол., 1973а, № 2, с. 30—32.

Бабенко Л. О., Пащенко Ю. Й. Орієнтація на водойму у водних видів безхвостих земноводних.— Вісник КДУ, 1976, № 18, сер. біол.

Васильев Б. Д. О приспособительном значении различий в работе обонятельного анализатора лягушек трех видов при поисках «дома».— В кн.: Исследования адаптивного поведения и высшей нервной деятельности: Реф. докл. к III Всесоюз. совещ. по экол. и биохимии. Новосибирск, 1967.

Landreth H. F., Ferguson D. E. Newts:sun-compase orientation.— Science, 1967, 158, N 3807.

Киевский университет

Поступила в редакцию
25.I 1976 г.

УДК 595.762 : 591.524.2+591.553(622.271.3)

В. И. Булавинцев

ФОРМИРОВАНИЕ КОМПЛЕКСОВ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) НА ТЕРРИТОРИЯХ, НАРУШЕННЫХ ОТКРЫТЫМИ ГОРНЫМИ РАЗРАБОТКАМИ

На участках, где производится добыча полезных ископаемых открытым способом, фактически уничтожается все живое. Изучение процессов формирования биоценозов на подобных «техногенных полигонах» имеет практический и теоретический интерес. Цель настоящей работы — изучение процессов заселения жужелицами отвалов открытых горных разработок. Работа выполнялась в 1974—1976 гг. в Тульской обл. на

естественно зарастающих неразровненных отвалах железорудных разработок, а также на разровненных отвалах с посадками сосны на месте бывшей разработки бурого угля и для сравнения — на окружающих их лесных и луговых участках. Всего обследовано 9 участков — 6 нарушенных и 3 естественных.

Для отлова жужелиц наряду с почвенными ловушками использовались цилиндры высотой 21 и диаметром 25 см, поставленные свободно и в канавках. Было поймано и определено более 6650 жужелиц (табл. 1 и 2). Экологические характеристики отдельных видов карабид для европейской Лесостепи приняты по работе К. В. Арнольди и др. (1972). В качестве доминантов рассматриваются виды, доля которых от общего количества пойманных на соответствующих участках более 5%. Виды с обилием более 30% выделены в группу супердоминантов. Описания почвы и растительности приведены по рабочим материалам А. И. Савича, В. Н. Чаклиной, Л. В. Моториной, Н. П. Васильевой (Центральная лаборатория охраны природы). Определение эталонной коллекции жужелиц выполнено частично С. Ю. Грюнталем (Лаборатория лесоведения АН СССР) и Н. А. Потаповой (Центральная лаборатория охраны природы). Определения некоторых видов уточнено И. Х. Шаровой (МГПИ им. Ленина). Ряд замечаний по статье сделаны Н. М. Черновой (МГПИ им. Ленина) и Ю. И. Черновым (ИЭМЭЖ им. Северцова). Всем названым специалистам автор выражает искреннюю благодарность.

Комплексы жужелиц на неразровненных отвалах и окружающих их территориях

Молодые отвалы (отработки 1969 г.) сформированы смесью преимущественно легких ожелезненных суглинков. Перегнойно-аккумулятивный слой выражен слабо (около 1 см). Травянистый покров сорно-рудерального типа с преобладанием однолетних растений. Древесная растительность представлена редкими молодыми осинами и ивами, высотой до 1 м. Грунт слабо уплотнен, с большим количеством трещин и разрывов на поверхности. Обнаружено 25 видов (15 родов): эврибионты 14 видов (89%), луго-лесные (4 (6%), гигрофилы и прибрежные формы — тоже 4 вида (1%), луговая группа — 1 (3%) и лесная — 2 (<1%). Преобладают *B. cephalotes, P. rufipes, H. rubripes, M. minutulus*. Доминанты составляют 15%. Индекс видового разнообразия (по Гилярову, 1969) — 2,23.

Отвалы среднего возраста (отработка 1964 г.) сложены средними и тяжелыми ожелезненными суглинками. Перегнойно-аккумулятивный слой (примерно 2 см) распределен по поверхности отвалов более равномерно. Развитый травянистый покров, с преобладанием многолетних луговых растений, сочетается с хорошо выраженным древесным ярусом — осина и ива, местами береза. Высота полога 2—3 м. Обнаружены 22 вида (11 родов): эврибионты 12 видов (91%), луго-лесные — 4 (7%), лесные — 3 (1%), приводные гигрофилы 2 (<1%), типично луговой — 1 (<1%). Преобладают *C. erratus, H. rubripes, P. lepidus*. Доминанты составляют 13%. Индекс видового разнообразия — 1,53.

Старые отвалы (отработка 1951 г.) сложены тяжелыми суглинками. Перегнойно-аккумулятивный слой (примерно 4 см) сравнительно равномерно распределен по поверхности отвалов. Травянистый покров сильно разреженный, мятликово-разнотравный, угнетенный сомкнутыми осино-ивовыми молодняками с примесью березы. Высота полога 7—12 м, подрост и подлесок отсутствуют. Обнаружено 24 вида (11 ро-

Таблица 1

Видовой состав и относительная численность отдельных видов жужелиц на неразровненных отвалах и естественных участках (% от общего числа экземпляров, пойманных по участкам)

Вид	Экологическая характеристика вида	Луг	Отвалы			Лес	
			мол.	сред.	стар.	мол.	стар.
Amara fulva Deg.	э	—	0,48	—	—	—	—
A. aenea Deg.	э	4,8	0,96	0,9	2,1	0,3	—
A. bifrons Gyll.	э	0,3	0,48	0,2	—	0,1	+
A. eurynota Pz.	о	0,3	—	0,1	—	0,2	+
A. similata Gull.	о	—	—	—	0,5	—	+
Dyschirius nitidus Dej.	пр	—	0,48	—	—	—	—
Bembidion quadrimaculatum L.	э	—	1,2	—	—	—	—
B. andreae F.	э	—	—	—	0,16	—	—
B. lampros Hb.	э	1,3	3,6	0,1	—	1,2	+
Asaphidion pallipes Durf.	пр	—	0,24	—	—	—	—
Pterostichus anthracinus Ill.	пр	—	—	0,1	—	—	—
P. versicolor Sturm.	о	4,1	0,24	1,3	1,0	2,4	+
P. cupreus L.	э	1,2	1,4	0,4	0,16	0,4	+
P. lepidus Leske	о	15,9	4,5	5,2	9,4	—	—
P. niger Schall.	л	1,0	0,24	1,0	33,3	30,5	+
P. oblongopunctatus F.	л	—	—	0,1	2,9	3,6	+
P. vulgaris L.	л	—	—	—	2,6	13,1	+
P. strenuus Pz.	л	—	—	—	0,16	—	+
Agonum sexpunctatum L.	пр	—	—	0,1	—	—	—
A. gracilipes Duft.	л	0,16	—	—	0,3	1,1	+
A. assimile Pk.	л	—	—	—	2,7	2,5	+
Pseudophonus rufipes Deg.	э	25,4	10,8	2,1	4,2	35,3	+
Calathus erratus C. Sahlb.	э	11,1	3,3	70,9	26,2	0,9	+
C. melanocephalus L.	э	11,3	0,24	1,8	3,9	2,6	+
C. ambiquus Pk.	э	0,16	0,48	3,5	2,3	0,3	—
Harpalus latus L.	о	3,8	0,72	0,4	0,16	0,9	+
H. rubripes Duft.	э	4,5	7,4	9,4	2,7	0,1	—
H. affinis Schrnk.	лг	8,0	2,9	0,5	—	0,1	—
H. oblitus Dej.	лг	0,16	—	—	—	—	—
Broscus cephalotes L.	э	4,3	51,0	1,2	3,0	0,3	—
Microlestes minutulus Dej.	э	0,3	7,9	0,1	—	—	—
Synuchus nivalis Pk.	л	0,16	0,24	0,1	—	0,3	+
Carabus convexus F.	о	0,16	0,24	—	1,3	0,1	—
C. granulatus L.	л	—	—	—	0,3	1,8	—
Acupalpus meridianus L.	пр	—	0,24	—	—	0,1	—
Clivina fossor L.	э	—	0,24	0,2	—	0,1	+
Badister bipustulatus F.	пр	—	0,24	—	—	0,1	—
Cicindela germanica L.	лг	0,8	—	—	0,16	—	—
Ophonus puncticollis Steph.	о	0,16	—	—	0,16	—	—
O. steveni Dej.	ст	0,16	—	—	—	—	—
Trechus secalis Pk.	л	—	—	—	—	1,2	+
Lorocera pilicornis F.	л	—	—	—	0,16	0,1	+
Calosoma sp.	о	0,16	—	—	—	—	—
Cymindis angularis Gull.	лг	0,16	—	—	—	—	—

Условные обозначения для табл. 1 и 2: э — эврибионты, о — обитатели опушечно-газонных биотопов (луго-лесные), лг — луговые, пр — приводные гигрофилы, л — лесные, п — обитатели песчаных биотопов, ст — степные виды, + — вид отмечен без учета относительного обилия.

Таблица 2

Видовой состав и относительная численность отдельных видов жужелиц на рекультивированных отвалах (% от общего числа пойманных по участкам)

Вид	Экологическая характеристика вида	Посадки сосны		
		мол.	сред.	стар.
Pterostichus punctulatus Shall.	лг	0,36	—	—
P. cupreus L.	э	0,36	0,8	—
P. lepidus Leske	о	—	0,3	0,3
P. nigrita F.	л	—	—	0,3
P. vernalis Pz.	л	—	—	0,8
Bembidion andreae F.	э	0,18	—	—
B. quadrimaculatum L.	э	0,9	1,0	0,3
B. lampros Hb.	э	—	0,3	0,6
Harpalus distinguendus Duft.	лг	—	0,16	—
H. amaragdinus Duft.	лг	22,5	30,8	20,4
H. rubripes Duft.	э	19,1	14,4	12,1
H. hirtipes Pz.	п	15,1	5,7	2,0
H. affinis Schrnk.	лг	2,7	2,1	0,6
Broscus cephalotes L.	э	18,9	12,2	1,26
Calathus erratus C. Sahlb.	э	6,6	4,2	50,3
C. ambiquus Pk.	э	1,1	—	0,16
C. melanocephalus L.	э	—	—	0,3
Amara aenea Dej.	э	1,6	2,4	1,9
A. eurunota Pz.	о	0,5	1,0	3,0
A. fulva Dej.	э	6,25	20,0	—
A. similata Gull.	о	—	0,3	2,0
A. bifrons Gull.	э	—	—	0,16
A. aulica Pz.	л	—	—	0,16
Pseudophonus rufipes Dej.	э	0,7	1,8	1,4
Agonum gracilipes Duft.	л	0,18	0,3	0,16
A. impressum Pk.	пр	—	—	0,16
Cicindela hubrida L.	п	2,7	1,3	—
Cymindis angularis Gull.	лг	0,18	0,16	—
Calosoma inquisitor L.	л	—	0,5	0,5
Lorocera pilicornis F.	л	—	0,16	—
Acupalpus meridianus L.	пр	—	—	0,16
Dyschirius nitidus Dej.	пр	—	—	0,16
Synuchus nivalis Pk.	л	—	—	0,6

дов): эврибионты 9 видов (45%), лесные — 8 (42%), луго-лесные — 6 (12%), и луговые — 1 (<1%). Преобладают *P. niger, C. erratus, P. lepidus*. Доминанты составляют 13%. Индекс видового разнообразия — 2,64.

Молодой естественный лес (посадка 1951 г.). Почва — выщелоченный чернозем, горизонт А около 38 см. Подстилка выражена незначительно за счет интенсивности ее разложения. Травостой разнотравный, хорошо развитый. В древесном ярусе преобладает осина, единично дуб, полог сомкнутый, высотой 7—9 м. Во втором ярусе крушина, липа, ива, клен. Подлесок из лещины. Зарегистрировано 27 видов (15 родов): эврибионты 11 видов (41%), лесные — 9, (54%), луго-лесные — 4 (4%), луговые — 1 (<1%), гигрофилы — 2 (<1%). Преобладают

P. rufipes, P. niger, P. vulgaris. Доминанты составляют 11%. Индекс видового разнообразия — 2,23.

Старый естественный лес (возраст более 80 лет). Почва — выщелоченный чернозем, горизонт А около 48 см. Травянистый ярус лесного типа, хорошо развитый. В первом ярусе осина с небольшим участием дуба. Полог сомкнутый, средняя его высота около 20 м. Во втором ярусе липа, клен. Подлесок из бересклета, рябины и лещины. Найдено 20 видов жужелиц (11 родов) лесные — 9 видов (98%), эврибионты 7 видов (доля их обилия всего 1%), луго-лесные 4 вида (<1%). Эврибионты и луго-лесные виды встречаются только на опушке (10—20 м от кромки леса). Наиболее многочисленны *A. assimille, P. vulgaris, P. oblongopunctatus*. Доминанты составляют 15%. Индекс видового разнообразия — 1,26.

Луг (залежь). Почва — оподзоленный чернозем, горизонт А около 36 см. Дернина и детритный слой хорошо выражены. Травянистый покров сомкнутый, злаково-разнотравный с примесью рудерального элемента. Комплекс жужелиц на лугу представлен 26 видами (14 родов). Эврибионты, обитатели рудеральных и сельскохозяйственных биотопов представлены 11 видами (65% общего количества пойманных на участке), луго-лесные — 7 видами (24%), луговые — 4 (9%), лесные — 3 (1%), обитатель степей — 1 вид (<1%). Преобладают *P. rufipes, C. erratus, C. melanocephalus, P. lepidus, H. affinis*. Группа доминантов составляет 19% общего числа видов. Индекс видового разнообразия — 3,06. Экологические комплексы жужелиц луга и старого леса весьма отличны. Население карабид луга представлено значительным числом видов и родов, но общая численность жуков невелика. В лесу же при значительно меньшем таксономическом разнообразии численность жужелиц выше. Для луга характерно наличие нескольких доминантов, с относительно невысоким обилием. В старом лесу доминантов меньше, и среди них резко выделяется один супердоминант. Для биоценотической оценки комплексов жужелиц наиболее показателен уровень обилия отдельных экологических групп, а не их таксономическое разнообразие. На лугу и в старом лесу группы эврибионтных и луго-лесных видов, а также лесная группировка имеют сравнительно сходный видовой состав. Однако относительная их численность резко отличается. Так, на лугу эврибионтных и луго-лесных видов 89%, а в лесу (<2%), представителей лесной группы на лугу всего лишь 1%, а в лесу 97%.

В ряде последовательных сукцессий изменяются комплексы населения жужелиц на отвалах (рис. 1).

Для молодых отвалов, как и для луга (откуда в основном идет заселение) характерно видовое разнообразие, но невысокая численность жужелиц. Супердоминантом является *B. cephalotes* — типичный для рыхлых, хорошо прогреваемых субстратов. Обращает на себя внимание присутствие гигрофильно-прибрежных видов. Вероятно, это остатки «эфемерной» фауны, формирующейся непосредственно после отсыпки переувлажненной грунтосмеси отвалов. Эти «эфемерные» группировки формируются в значительной мере за счет мелких и гигрофильных форм жужелиц на польдерах (осушенные участки морского дна) и отвалах открытых горных разработок (Haeck, 1971; Nevmann, 1971). На молодых и средневозрастных отвалах, так же как и на лугу, основу комплекса составляют эврибионтные и луго-лесные виды, но на отвалах среднего возраста уменьшается общее число видов и родов, увеличивается общая численность жужелиц. Это увеличение происходит за счет одного вида, поэтому резко снижается значение индекса видового разнообразия. На старых отвалах по-прежнему хорошо представлены эврибионт-

ная и луго-лесная группы, но резко возрастает роль лесных видов, составляющих почти половину общей численности жужелиц в комплексе. В качестве супердоминанта выделяется типично лесной вид. Приведенный материал показывает, что в ходе восстановления биоценоза формируется население жужелиц, типичное для естественных биотопов открытого типа. По мере формирования лесных биотопов в них развивается комплекс жужелиц молодого естественного леса.

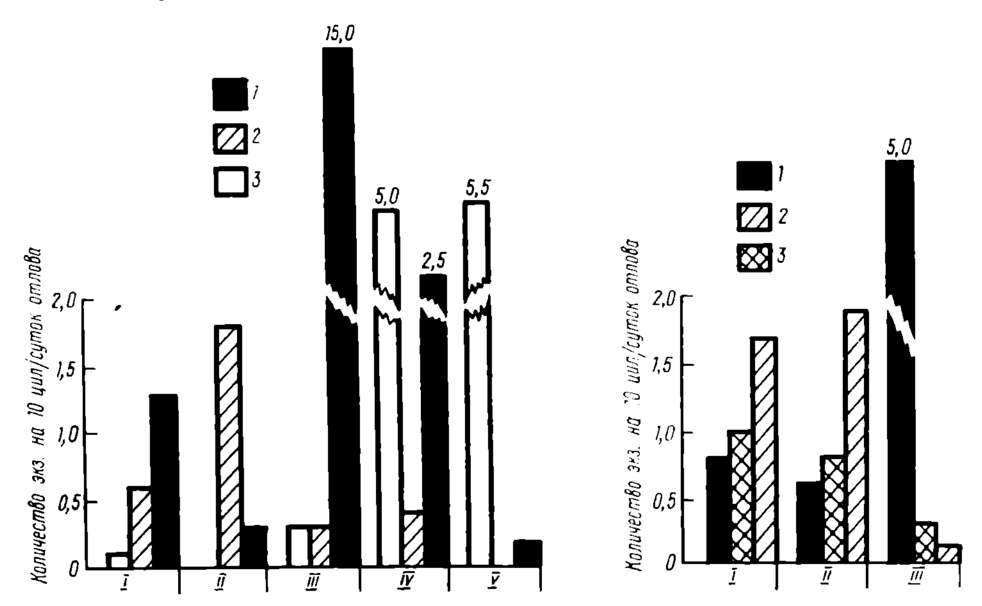


Рис. 1. Сукцессионные изменения обилия жужелиц в группе супердоминантов на отвалах и ненарушенных участках:

1 — Calathus erratus; 2 — Broscus cephalotes; 3 — Pterostichus niger; I — луг (залежь); II — молодые отвалы; III — средние отвалы; IV — старые отвалы; V — молодой лес.

Рис. 2. Сукцессионные изменения обилия некоторых доминантных видов жужелиц на рекультивированных отвалах:

1 — Calathus erratus; 2 — Broscus cephalotes; 3 — Harpalus hirtipes; I — молодой сосняк; II — средний; III — старый.

Комплексы жужелиц на разровненных отвалах с посадками сосны

Участки сформированы ожелезненными песками. Поверхность спланирована и на них высажена сосна.

Молодые отвалы с посадкой 1970 г. Здесь очень слабо выражен перегнойно-аккумулятивный слой. Высота сосен около 0,7 м. Культуры несомкнутые. Травостой мозаичного типа. Жужелицы представлены 18 видами (10 родов): эврибионты представлены 10 видами (55%), луговые — 4 (26%), обитатели открытых песчаных биотопов — 2 (18%), лесные — 1 (<1%) и луго-лесные тоже 1 видом (<1%). Преобладают *H. smaragdinus, H. rubripes, B. cephalotes, H. hirtipes, C. erratus, A. fulva.* Доминантные виды составляют 31%. Индекс видового разнообразия — 2,56.

Средние отвалы с посадкой 1967 г. Перегнойно-аккумулятивный слой выражен незначительно, но его распределение более равномерно, чем на молодом участке. Средняя высота сосен 2,5 м. Культуры сомкнутые в рядах, травостой в междурядьях мозаичный, под пологом сосны сильно разреженный. Обнаружен 21 вид (11 родов): эврибионты 9 видов (57%), луговые — 4 (33%), обитатели песчаных

биотопов — 2 (7%), луго-лесные — 3 (<2%), лесные — 3 (1%). Преобладают *H. smaragdinus, H. rubripes, B. cephalotes, H. hirtipes, A. fulva.* Доминанты составляют 23%. Индекс видового разнообразия — 2,11.

Старые отвалы с посадкой 1964 г. Хвойная подстилка относительно равномерно распределена по поверхности. Имеется незначительный перегнойно-аккумулятивный слой. Высота сосен около 5 м, культуры сомкнутые в рядах и междурядьях. Травостой угнетенный, затененного типа. Найдено 25 видов (13 родов): эврибионты 10 видов (68%), луговые — 2 (21%), луго-лесные — 3 (5%), обитатели песчаных биотопов 1 (2%), лесные — 6 (3%), прибрежные гигрофилы — 3 (<1%). Преобладают *C. erratus, H. smaragdinus, H. rubripes.* Доминанты составляют 12%. Индекс видового разнообразия — 1,95.

Сукцессионные изменения в комплексах жужелиц на разровненных отвалах с посадками сосны сходны с таковыми на естественно зарастающих территориях (рис. 2). Для молодых посадок, как и в случае залежи, отмечено значительное число доминантов, среди которых трудно выделить резко преобладающий вид. В основу населения карабид молодых сосновых посадок входят три экологические группы: эврибионтная, луговая и обитателей песчаных биотопов. Лесная группа представлена слабо. По мере роста посадок формируется биотоп лесного типа. На отвалах с посадками среднего возраста уже намечается тенденция формирования лесного комплекса жужелиц, но выражена она незначительно. В старых сосновых посадках черты, присущие лесному комплексу, усиливаются. Уменьшается доля доминантов, увеличивается число лесных и луго-лесных видов. Резко выделяется один супердоминант — вид типичный для естественных сосняков. В комплексе старых отвалов отмечены гигрофилы, что свидетельствует о наличие условий увлажнения, характерных для лесных биотопов.

Рассмотренный материал дает основание полагать, что на разных этапах восстановления биоценозов им соответствует население жужелиц, свойственное аналогичным по растительности естественным биотопам. На самозарастающих в течение 5—8 лет отвалах обитает комплекс естественного залежно-рудерального биотопа. На 12—15-летних отвалах луго-лесного типа присутствует комплекс карабид, типичный для естественных опушечных местообитаний. На отвалах, покрытых лесом в возрасте около 25 лет, обнаружен почти целиком комплекс жужелиц естественного леса, но с сохранением элементов фауны открытых биотопов.

На разровненных отвалах с посадками сосны через 12 лет формируется комплекс жужелиц смешанного типа с преобладанием в нем эврибионтной группировки, но с ощутимой долей видов мезофильно-лесного и приводно-гигрофильного характера.

ЛИТЕРАТУРА

Арнольди К. В., Шарова И. Х., Клюканова Г. Н., Бутрина Н. Н. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Стрелецкой степи под Курском и их сезонная динамика активности.— В кн.: Фауна и экология животных. М.: Изд-во Москов. ун-та, 1972, с. 215—230.

Гиляров А. М. Индекс разнообразия и экологическая сукцессия.— Журн. общей биол., 1969, 30, № 6, с. 652—657.

Haeck J. The immigration and settlement of carabids in the new ijsselmeer poldera.— In: Dispersal and dispersal power of carabid beetles. Report of a symposium, held at the Biological station wijster; Wageningen Veenman, 1971, p. 33—52.

Ulrich Nevmann. Die ausbreitungsfahigkeit von Carabiden in den forstlichen rekultivierungen des rheinischen Braunkohlenreviers. Ibid., p. 89—103.

Центральная лаборатория
охраны природы МСХ СССР

Поступила в редакцию
12.I 1978 г.